

**ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y ECOLÓGICOS DE LAS ESPECIES DE
HEPTAPTERIDAE Y AUCHENIPTERIDAE PRESENTES EN EL MORICHAL
NICOLASITO (RIO AGUARO, ESTADO GUÁRICO, VENEZUELA)**

**MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL ASPECTS OF THE
HEPTAPTERIDAE AND AUCHENIPTERIDAE SPECIES IN THE MORICHAL
NICOLASITO (AGUARORIVER, GUARICO STATE, VENEZUELA)**

Juana Andrade-López^{1,2} y *Antonio Machado-Allison*^{*1,2}

RESUMEN

Este trabajo presenta información sobre aspectos morfológicos y hábitos alimentarios de las especies *Goeldiella eques*, (Heptapteridae), *Trachelyopterus galeatus*, *Tetranematichthys wallacei* y *Trachycorystes trachycorystes* (Auchenipteridae) provenientes del morichal Nicolasito, afluente del río Aguaro (Guárico, Venezuela). Se discuten las variaciones morfométricas y alimentarias de las especies con base en comparaciones con ejemplares provenientes de otras localidades en Venezuela. El análisis de los contenidos estomacales señala que *G. eques* es un pez carnívoro con preferencia en invertebrados de origen autóctono (64-78 vs 22-36% alóctonos). *Trachelyopterus galeatus* es una especie de pez carnívoro que explota una gran variedad de ítems de origen autóctono y alóctono, con cierta preferencia por Formicidae (alóctono) y larvas de Díptera (autóctono). En *T. wallacei*, el índice intestinal promedio señala el hábito carnívoro de la especie, en cuyo tracto se encontraron restos de peces e insectos de origen alóctono; El índice intestinal de *T. trachycorystes* sugiere también un hábito carnívoro, soportado por la presencia de restos de insectos de origen alóctono y autóctono en el estómago. Se destaca la importancia y necesidad de caracterizaciones taxonómicas y ecológicas exhaustivas en estas familias. Por otro lado, debemos propender a la conservación de los ecosistemas de morichal y su cobertura vegetal asociada, ya que son hábitat no solo de estas especies generalmente raras en los ríos donde habitan, sino de gran número de especies de otros grupos faunísticos.

ABSTRACT

This study includes information regarded to the morphology and feeding habits of the species *Goeldiella eques*, (Heptapteridae), *Trachelyopterus galeatus*, *Tetranematichthys wallacei* and *Trachycorystes trachycorystes* (Auchenipteridae) coming from the “morichal” Nicolasito (Guárico state, Venezuela). We discussed the morphometric and alimentary variations of the species, based on comparisons with specimens from other localities in Venezuela. All species depicted carnivorous habits: *G. eques* has preference on autochthonous invertebrates (64-78 vs 22-36% allochthonous), *Trachelyopterus galeatus* exploited a great variety of food items from terrestrial and aquatic habitats. However, there is certain preference for Formicidae (allochthonous) and Diptera larvae (autochthonous). In *T. wallacei* we found fish remains of insects from terrestrial habitats; *Trachycorystes trachycorystes* showed a insectivorous habit, sharing material from terrestrial and aquatic habitats. The “morichales” ecosystems have to be protected due to their fragility and biological (refugee, food, water quality, etc.) as well as domestic importance. Those areas are frequently used by wildlife fauna and man.

Palabras clave: Peces, morfología, ecología, Auchenipteridae, Heptapteridae, morichales

Keywords: Fish, morphology, ecology, Auchenipteridae, Heptapteridae, morichales

* Individuo de Número. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.¹Laboratorio Biosistemática de Peces, Instituto de Zoología Tropical. ²Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. juhanya@gmail.com

INTRODUCCIÓN

Se estima que 13 familias y más de 2500 especies se encuentran ubicadas en el Orden Siluriformes, la mayoría de ellas habitando las aguas continentales de América del Sur, África y Asia (Baskin *et al.*, 1980). En la región Neotropical se distribuyen las especies de la familia Heptapteridae, cuya riqueza es difícil de determinar dado el escaso estado de conocimiento sobre su taxonomía; pero se estima que la familia está compuesta por aproximadamente 150 a 200 especies válidas, y entre 40 y 50 especies por ser descritas (Bockman y Guazzelli, 2003). Mientras la familia Auchenipteridae, de la cual hacen parte 20 géneros y aproximadamente 95 especies (Ferraris, 2003), se encuentra confinada a los ríos de América del Sur.

A pesar de su riqueza y amplia distribución en la región Neotropical, la ecología de muchas especies de Auchenipteridae y Heptapteridae es poco conocida, debido a sus hábitos principalmente nocturnos y la porción de hábitat ocupado (fondo de los ríos), que los hace relativamente difíciles de capturar mediante técnicas convencionales (Rodríguez *et al.*, 1990).

Los miembros de esta familia son de aspectos bizarros lo que los ha convertido en ítems acuarrófilos por excelencia. El valor de los mismos en la industria es alto principalmente debido a su rareza, exuberante coloración y desarrollo de estructuras especiales durante la época reproductiva. Aspectos como su ubicación en el hábitat, hábitos alimenticios, reproductivos y comportamentales son, entre otros factores, esenciales para proponer planes de manejo (p.e. cultivo) de estos recursos, permitiendo su explotación sostenible en el tiempo.

En el presente trabajo se describen algunos aspectos morfométricos y merísticos, y los hábitos alimenticios de las especies de estas familias encontradas en el Morichal Nicolasito, afluente del Río Aguaro (cuenca del Río Orinoco). La descripción de estos aspectos es comparada con

ejemplares de las mismas especies provenientes de otras localidades continentales de Venezuela, que se encuentran depositados en la colección de peces del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela con la finalidad de mostrar semejanzas o diferencias que nos permitan garantizar su identificación, aspectos de su biología alimenticia y comportamiento en el medio acuático.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

El morichal Nicolasito es un afluente del río Aguaro. Éste se encuentra integrando la red hidrográfica del Parque Nacional Aguaro-Guariquito (Estado Guárico-Venezuela). Este parque posee una extensión de 569.000 hectáreas, en las cuales los ecosistemas acuáticos se caracterizan por ser principalmente morichales, de aguas claras y ácidas (pH=5,8-6,5) que drenan a ríos con amplios bosques de galería y que confluyen al Río Orinoco (Machado-Allison *et al.*, 1993; Marcano *et al.*, 2005).

Este tipo de ecosistemas de morichal, reciben su nombre gracias a que el principal componente de la vegetación ribereña es la palma moriche *Mauritia flexuosa* (Palmae: Lepydocarpaceae), en diferentes estados de desarrollo. El río de morichal posee fondo generalmente arenoso, corriente reducida, abundante hojarasca depositada en los fondos y un bosque de galería exuberante; presenta pocas fluctuaciones en su régimen de flujo y en ocasiones llega a inundar grandes extensiones, no tanto como los ríos llaneros (Marrero *et al.*, 1997). El agua de los morichales es pobre en nutrientes y de poca capacidad amortiguadora (*buffer*), pero estas deficiencias se ven contrarrestadas con el aporte de materiales alóctonos (insectos, flores, frutos, ramas, etc.) que provienen del bosque de galería adyacente y el depósito de éste material orgánico (hojarasca) en los remansos (González 1987). Su poca capacidad amortiguadora los convierte en ecosistemas altamente frágiles (Marrero *et al.*, 1999)

El Morichal Nicolasito se encuentra en buen estado de conservación, ya que corresponde al área protegida del Parque Nacional Aguaro-Guariquito y ofrece por ende oportunidades para el estudio de la flora y fauna de estos ambientes en condiciones cercanas a las prístinas.

Métodos de campo y laboratorio

Se capturaron 31 ejemplares en horas de la noche utilizando una red de ahorque experimental. La red presenta paños con diferentes aberturas de malla, y fue extendida transversalmente durante dos horas en un tramo del río de aproximadamente 5 metros de ancho y 1,5 m de profundidad media.

Una vez capturados, los peces fueron sacrificados y fijados en solución de formol al 10% para su posterior traslado. En el laboratorio fueron identificados utilizando las claves de Mees (1974), Vari y Ferraris (2006) y Burgess (1989) y otras más generales..

Posteriormente, se registraron diferentes medidas corporales (morfométricas) utilizando un calibre (0.01 mm), se contaron los radios de las aletas (merística) y se describieron diferentes caracteres morfológicos, así como el patrón de coloración. Con respecto a las medidas corporales, estas fueron estandarizadas según la parte del cuerpo donde se tomaron; la distancia interorbital fue estandarizada según el ancho de la cabeza, el diámetro del ojo respecto a la longitud de la cabeza, la altura del pedúnculo según la altura máxima del cuerpo y las demás medidas respecto a la longitud estándar con la finalidad de compararlas con las publicadas en las descripciones originales, y con otro material depositado el museo proveniente de otras localidades.

Posterior a las mediciones y conteos, se retiró el tracto digestivo de los ejemplares de *Goeldiella eques* (n=5), *Trachycorystes trachycorystes* (n= 2) y sub-muestras de *Trache-*

lyopterus galeatus (n= 8) y *Tetranemathichthys wallacei* (n= 6). Una vez separadas las asas intestinales, se midió la longitud del intestino para efectuar el cálculo del índice intestinal mediante la siguiente fórmula:

Índice Intestinal= Longitud total del intestino/Longitud estándar del pez.

Los valores obtenidos se clasificaron según la escala propuesta por Nikolsky (1963) donde el índice intestinal menor a 1 corresponde a una especie carnívora; entre 1 y 2 a omnívora; y mayor que 2 herbívora.

Con el fin de describir la composición de la dieta, se extrajeron los contenidos estomacales para identificar las presas hasta el nivel taxonómico permitido por la digestión y determinar su importancia numérica en la dieta de la especie.

Se seleccionaron ejemplares de *G. eques* y *T. galeatus* provenientes de otras localidades que se encuentran depositados en la colección de peces del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), con el fin de complementar y comparar los datos morfológicos, merísticos y de dieta considerados para los ejemplares del morichal Nicolasito.

RESULTADOS

Las capturas realizadas en el Morichal Nicolasito reflejaron una enorme riqueza de especies (61), como había sido reportado en trabajos anteriores por Marcano *et al.*, (2005). Esta riqueza sugiere que el morichal mantiene un estado de conservación adecuado. En el muestreo realizado durante la noche con la red de ahorque se capturaron Siluriformes de la familia Heptapteridae (*Goeldiella eques*, 1 ejemplar) y de la familia Auchenipteridae (*Tetranemathichthys wallacei*, 7 ejemplares; *Trachelyopterus galeatus* 21 ejemplares; y *Trachycorystes trachycorystes*, 2 ejemplares).

Familia Heptapteridae



Goeldiella eques Müller y Troschel, 1848

Merística y Morfometría

Se revisó el ejemplar colectado en el morichal Nicolasito, otro proveniente del canal principal del río Aguaro y material depositado en el MBUCV proveniente de los ríos Casiquiare y Atabapo. Los datos morfométricos se encuentran representados en la Tabla 1.

Los ejemplares examinados tienen 6 radios blandos en la aleta dorsal y una espina (DI6), en la caudal 17 radios blandos (C17), la aleta pectoral con una espina aserrada en los márgenes interno y externo y 9 radios blandos ramificados (PI9), 6 blandos en la pélvica (P6) y 10 en la anal (A10).

Patrón de coloración

Cuerpo oscuro con la parte ventral más clara, algunos puntos marrones en el cuerpo y las aletas. Hay una banda oscura oblicua que se extiende desde la base del opérculo hasta la aleta dorsal, de donde nace otra banda triangular cuya base llega hasta el escapulo-coracoides y se extiende hasta la parte media del cuerpo donde se hace más estrecha y difusa.

En los ejemplares del río Atabapo, la coloración es muy similar a la descrita anteriormente, sin embargo, el patrón moteado se hace más conspicuo en los ejemplares de tallas menores, en

los cuales se diferencia una mancha redondeada en la región superior del escapulo-coracoides, y la mancha triangular es más difusa que en los adultos.

Alimentación

El estómago es un saco redondeado y el esófago es corto con paredes gruesas y estriadas. El índice intestinal promedio calculado a partir de la relación entre la longitud del intestino y la longitud estándar (LI/LE) para la especie fue de 0,42 correspondiente al de un pez carnívoro, según escala propuesta por Nikolsky (1963).

La dieta está constituida por presas de origen autóctono y alóctono, cuyas proporciones de importancia numérica variaron entre las localidades analizadas (Figura 1), siendo el alimento de origen autóctono (Odonata, Ephemeroptera y Diptera) los principales componentes de la dieta en esta especie.

Los contenidos estomacales de *G. eques* del río Casiquiare (n=4) señalan una dieta basada en artrópodos y peces (Tabla 2). Se encontraron hormigas (Formicidae), arañas (Araneae) y coquitos (Coleoptera) como presas de origen alóctono; ninfas de libélula (Odonata: Aeshnidae), larvas de mosquito (Diptera: Chironomidae) y un pez (Cichlidae del grupo Geophaginae, ya que

Tabla 1. Medidas corporales (mm) tomadas en los ejemplares de *Goeldiella eques* provenientes de los ríos Casiquiare, Atabapo y Aguaro.

Medida	Casiquiare ¹	Estand.	Atabapo ²	Estand.	Aguaro ³	Estand.
Long. Total	137,18	-	154,50	-	179,00	-
Long. Estándar	114,12	-	123,70	-	147,50	-
Long. Cabeza	34,12	3,3	35,26	3,5	40,85	3,65
Alt. máx. cuerpo	21,48	5,3	23,00	5,4	30,15	4,90
Dist. interorbital	9,26	2,7	9,87	2,8	11,90	2,80
Diám. ojo	7,69	4,7	8,22	4,2	9,20	6,70
Base aleta dorsal	17,53	6,6	18,67	6,6	23,95	6,22
Long. espina dorsal	23,46	5,1	24,27	5,2	28,65	5,20
Base aleta pectoral	4,78	23,6	5,29	24,1	6,35	24,35
Longitud espina pectoral	23,46	4,8	24,12	5,1	28,40	5,35
Base aleta ventral	4,16	26,6	4,00	31,7	5,70	26,10
Base aleta adiposa	40,90	2,8	44,50	2,8	51,45	2,87
Distancia pre-dorsal	45,05	2,5	46,35	2,7	55,75	2,62
Ancho de la cabeza	25,70	4,5	27,78	4,4	33,00	4,45
Base aleta anal	12,03	9,4	13,72	9,0	14,40	10,10
Altura del pedúnculo	8,77	2,4	9,95	2,4	13,75	11,10

¹Cuatro ejemplares LE mín.: 88 mm LE máx.: 163.3 mm

²Cuatro ejemplares LE mín.: 83 mm LE máx.: 177 mm

³Dos ejemplares LE mín.: 110 mm LE máx.: 185 mm

Tabla 2. Composición de la dieta de *G. eques* en el morichal Nicolasito y el río Casiquiare

Presa	Estadio	Origen	Importancia Aguaro	Numérica Casiquiare
Insecta				
Hymenoptera-Formicidae	Adulto	Alóctono	16,60	16,40
Coleoptera-Curculionidae	Adulto	Alóctono	11,11	3,63
Odonata-Aeshnidae	Ninfa	Autóctono	5,55	1,81
Ephemeroptera	Ninfa	Autóctono	13,90	10,90
Diptera- Chironomidae	Larva	Autóctono	41,66	65,45
Arácnida-Araneae	Adulto	Alóctono	11,11	3,63
Teleostei				
Perciformes-Cichlidae		Autóctono	2,77	0

presenta lóbulo carnoso en el primer arco branquial).

En el ejemplar capturado durante el muestreo nocturno con la red de ahorque en el Morichal

Nicolasito (Aguaro), se encontraron restos óseos de peces, partes quitinizadas correspondientes a restos de insectos como ninfas de Odonata (libélulas), adultos de Coleoptera, restos de Ephemeroptera y Diptera (Figura 2).

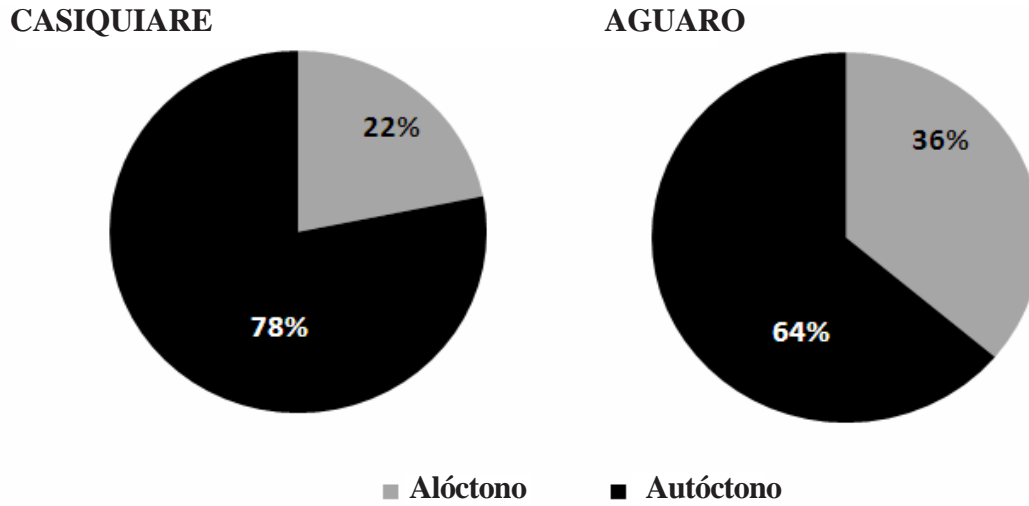


Figura 1. Importancia numérica de las presas encontradas en los contenidos de *G. eques* según su origen alóctono o autóctono en los ríos Casiquiare y Aguaro

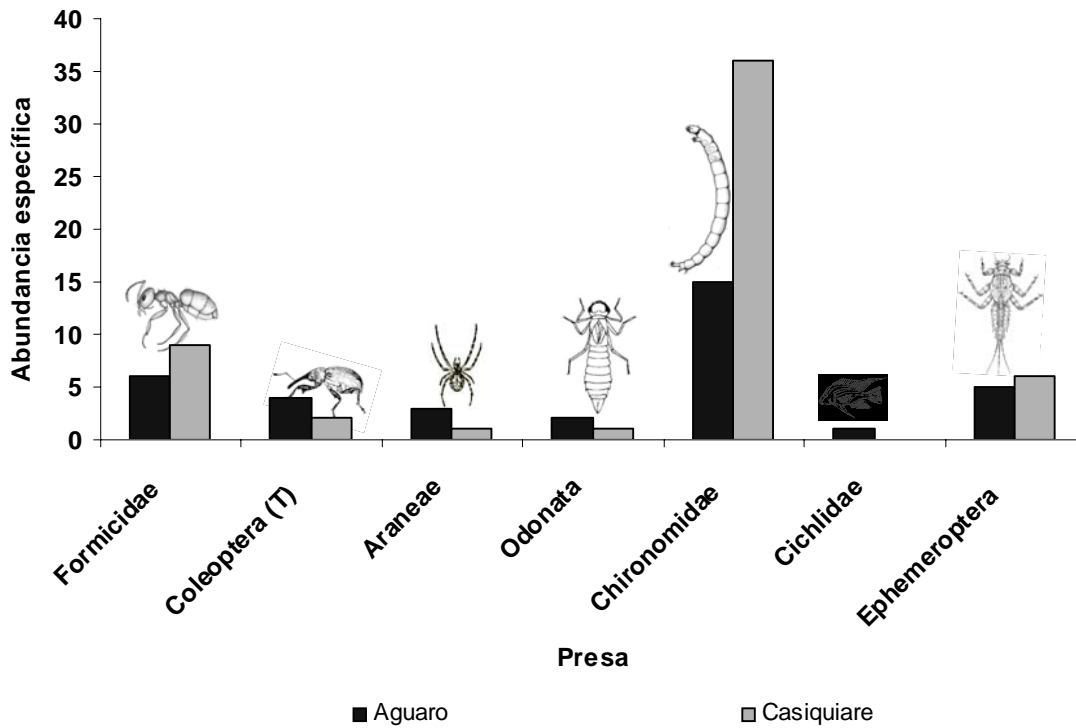


Figura 2. Abundancia específica de los items alimentarios encontrados en los contenidos estomacales de *Goeldiella eques* en los ríos Aguaro y Casiquiare.

Familia Auchenipteridae



Trachelyopterus galeatus. Linnaeus, 1766

Morfometría y Merística

Esta especie posee tres pares de barbicelos, dos mentonianos y uno maxilar. En los ejemplares provenientes de los esteros de Camaguán (MBUCV-11879, MBUCV 26870), los barbicelos maxilares se extienden un poco más allá del final de la base de la aleta dorsal. Los mentonianos externos llegan hasta el extremo de los primeros radios internos de la aleta pectoral y los mentonianos internos no alcanzan hasta las aberturas branquiales.

Los ejemplares recolectados en el morichal Nicolasito poseen un par de barbicelos maxilares que se extiende apenas hasta la base de los radios internos de la aleta pectoral. Los mentonianos externos llegan más allá del final de la base de la pectoral y los internos no alcanzan las aberturas branquiales, van justo un poco más allá del origen de los mentonianos externos.

La aleta caudal tiene una forma truncada, con 25 radios, la anal tiene 28, pectoral I6, ventral 6 y dorsal I6. Estos conteos merísticos no concuerdan exactamente con lo descrito por Mees (1974), sobre todo a nivel de las aletas anal y caudal, dada la dificultad en la diferenciación de los radios por el recubrimiento de piel que presentan estas aletas.

Patrón de coloración

Los ejemplares de los esteros de Camaguán presentan una coloración más clara que la de los del morichal Nicolasito, pero esto puede deberse en parte al tiempo de preservación del material en la colección. La coloración es en general marrón, con algunas manchas más oscuras sin un patrón diferenciable en todo el cuerpo. Los extremos distales de los radios caudales presentan una coloración más oscura que forma una banda terminal en la aleta. En la cabeza, la zona periférica del supraoccipital presenta una coloración más clara, y el proceso del escapulo-coraoides aparece diferenciado del resto del cuerpo por su desarrollo, textura porosa y coloración o bien más oscura o más clara.

Alimentación

El estómago es un saco redondeado de paredes gruesas y estriadas, al igual que las del esófago, mientras el intestino presenta paredes delgadas y su longitud respecto a la longitud estándar, señalan un índice intestinal promedio para la especie de 0,65 correspondiente al de un pez carnívoro.

Se examinaron los contenidos estomacales de cuatro ejemplares provenientes de los esteros de Camaguán y cuatro del morichal Nicolasito.

Los ejemplares provenientes de los esteros de Camaguán presentaron un mayor número de presas en los contenidos y muchas de ellas aparecen en común con las encontradas en el morichal Nicolasito (Tabla 4, Figura 4). En la Figura 5 se resume el porcentaje de ítems de origen autóctono y alóctono el cual arrojó una semejanza en ambos ambientes. Este valor demuestra la importancia del bosque ripario en la alimentación de esta especie (ver adelante).

Hábitat

Trachelyopterus galeatus habita cuerpos de aguas tranquilas caracterizados por la presencia de vegetación riparia o bosque inundado. Aparentemente prefiere áreas intrincadas formadas por restos vegetales sumergidos (troncos y raíces) "carameras", con poca luz y donde, debido a su patrón de coloración parece inconspicuo con el hábitat.

Tabla 3. Medidas morfométricas tomadas a los ejemplares de *Trachelyopterus galeatus* (n=10) capturados en el morichal Nicolasito y los Esteros de Camaguán

Medida	<u>Esteros de Camaguán¹</u>		<u>Morichal Nicolasito²</u>	
	Medida Promedio	Proporción	Medida Promedio	Proporción
Long total	88,05		167,40	
Long estándar	69,43		138,60	
Long cabeza	17,90	0,26	30,24	0,22
Altura max. Cuerpo	18,15	0,26	35,42	0,25
Distancia interorbital	10,90	0,59	20,80	0,70
Diámetro ojo	3,45	0,18	6,16	0,21
Long. Base dorsal	6,12	0,09	11,50	0,08
Long. Espina dorsal	14,80	0,21	28,17	0,20
Long. Base pectoral	3,85	0,06	8,45	0,06
Long. Espina pectoral	15,95	0,23	32,38	0,23
Long. Adiposa	4,64	0,06	7,27	0,05
Long. Base ventral	4,55	0,06	7,91	0,06
Long. Anal	17,45	0,26	37,31	0,27
Distancia predorsal	24,25	0,35	45,16	0,33
Ancho cabeza	19,55	1,07	35,76	1,20
Altura pedúnculo	9,45	0,13	19,82	0,14

¹MBUCV 11879 Cinco ejemplares LE mín.: 36.96 mm LE máx.: 52 mm. ²MBUCV 26870. Cinco ejemplares LE mín.: 135 mm LE máx.: 160 mm

Tabla 4. Composición de la dieta de *Trachelyopterus galeatus* en el morichal Nicolasito y los esteros de Camaguán.

Presa	Estadio	Origen	Importancia Numérica	
			Nicolasito	Camaguán
Insecta				
Hymenoptera	Adulto	Alóctono	0	1,32
Formicidae	Adulto	Alóctono	21,80	30,50
Coleoptera	Adulto	Alóctono	14,50	9,30
Curculionidae	Adulto	Alóctono	0,66	1,81
Scarabaeidae- <i>Dichotomius</i>	Adulto	Alóctono	0,81	0
Gyrinidae	Larva	Autóctono	0	1,98
Odonata - Aeshnidae	Ninfa	Autóctono	0	1,98
Ephemeroptera	Ninfa	Autóctono	5,45	0
Diptera	Pupa	Autóctono	36,40	29,80
Chironomidae	Larva	Autóctono	0	9,93
Tabanidae	Larva	Autóctono	0	1,98
Ephydriidae	Larva	Autóctono	0	1,32
Culicidae	Adulto	Alóctono	5,45	0
Lepidoptera	Larva	Alóctono	0	1,32
	Pupa	Alóctono	0	0,66
Orthoptera	Adulto	Alóctono	1,81	0
Trichoptera	Larva	Autóctono	5,45	0
Hemiptera				
Naucoridae	Adulto	Autóctono	0	2,65
Cercopidae	Adulto	Alóctono	0	1,32
Arachnida				
Araneae	Adulto	Alóctono	5,45	5,29

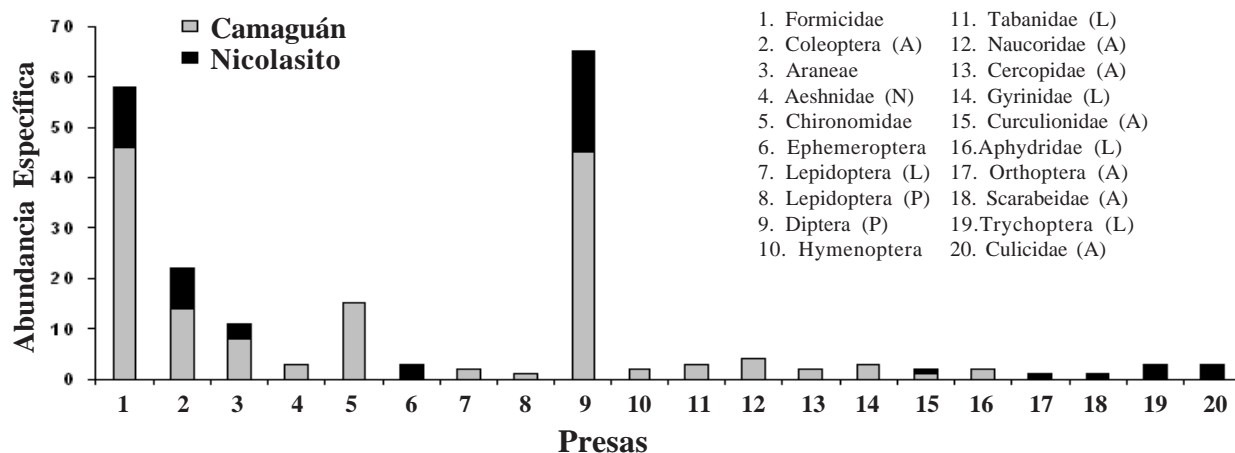


Figura 4. Composición de la dieta de *Trachelyopterus galeatus* en los esteros de Camaguán y el morichal Nicolasito

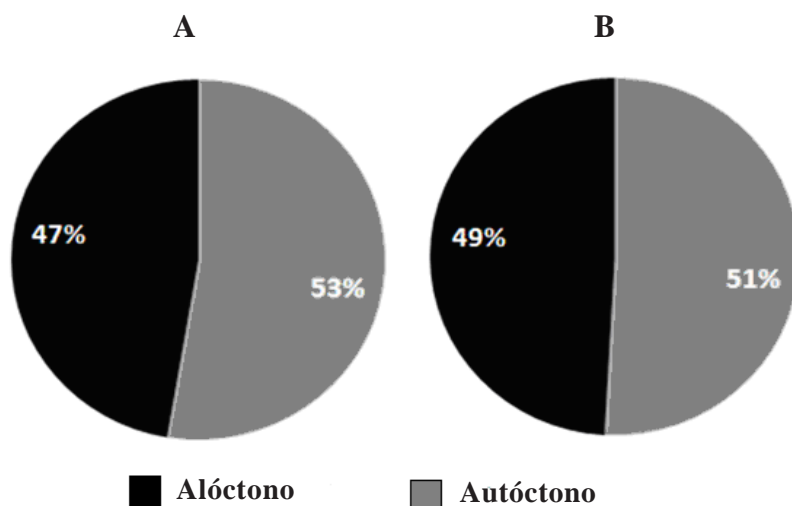


Figura 5. Importancia numérica relativa de las presas encontradas en los contenidos de *T. galeatus* según su origen alóctono o autóctono en el morichal Nicolasito (A) y los Esteros de Camaguán (B).



Tetranematichthys wallacei (Vari y Ferraris, 2006)

El género *Tetranematichthys* incluye dos especies: *T. quadrifilis* (Kner, 1857) y *T. wallacei*, esta última recientemente descrita por Vari y Ferraris (2006). Bleeker (1858) propuso este género para incluir una especie de Auchenipteridae descrita por Kner (1857) como *Ageiiosus quadrifilis* basado en un único ejemplar proveniente del río Guaporé en la porción suroeste de la cuenca Amazónica. Posteriormente, muchos autores identificaron como *A. quadrifilis* a los ejemplares colectados en diferentes loca-

lidades dentro de los sistemas del Tocantins, Amazonas y porción sur del Orinoco.

Vari y Ferraris (2006) revisan el género y concluyen que *T. quadrifilis* es endémica del río Guaporé en la parte superior de la cuenca del Madeira y se diferencia de la nueva especie (*T. wallacei*) del Amazonas-Orinoco, por la alineación de los márgenes laterales de la cabeza en la región desde el margen anterior de la órbita hasta el límite posterior del opérculo: en *T.*

wallacei se dirige casi en paralelo de la vista ventral, mientras en *T. quadrifilis* diverge lateralmente (Figura 7).

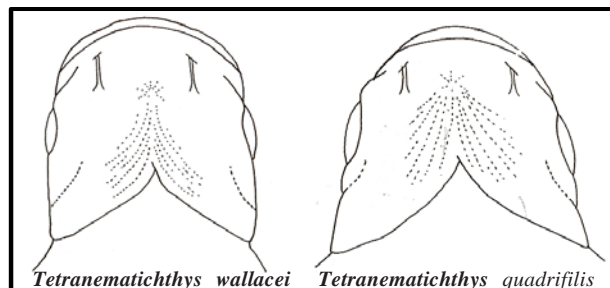


Figura 7. Superficie ventral de la cabeza de las especies del género *Tetranematichthys*, mostrando las diferencias a nivel de la alineación de los márgenes post-orbitales (Tomado y modificado de Vari y Ferraris 2006).

Además de esta y otras diferencias a nivel morfométrico, una de las más representativas es que en *T. wallacei* la porción distal de los barbicelos mandibulares (excepto en ejemplares pequeños) está altamente modificada, en una serie de procesos digitiformes, carnosos, cortos y cercanamente ramificados (Figura 8). El grado de desarrollo de estos procesos no difiere entre machos y hembras.

Morfometría

En la colección de peces del MBUCV no se dispone de material identificado como *T. walla-*

cei, sin embargo por el sitio de procedencia es posible que algunos ejemplares correspondan a dicha especie. Se revisaron los lotes identificados como *T. quadrifilis* para hacer las comparaciones morfométricas entre localidades con el lote de *T. wallacei* del morichal Nicolasito. Sin embargo, el número de ejemplares de cada ubicación es apenas de 1 o 2 ejemplares (5 lotes en total). Los barbicelos mandibulares en estos ejemplares del museo no presentan los procesos carnosos en la parte distal, pero también es probable que estén incompletos y hayan perdido ese extremo. La característica de los márgenes de la porción post-orbital de la cabeza no es muy conspicua y se observan por otro lado diferencias en la longitud y textura de los barbicelos maxilares. Se consideró prudente entonces no efectuar comparaciones morfométricas con ejemplares de otras localidades, ya que no hay certeza sobre su identidad.

Las comparaciones se hicieron respecto a los datos de proporciones reportados por Vari y Ferraris (2006) para holotipos y paratipos de *T. wallacei*. El holotipo proveniente del alto Río Negro, San Pedro, en la boca de Igarapé do Ibará; y los paratipos de los ríos Negro, Casiquiare y Atabapo.

Las medidas 3, 4, 7-14, 16 y 17 se representan como proporciones de la longitud estándar, y las demás (5, 6 y 15) con respecto a la longitud de la cabeza. Algunas no aparecen en la tabla ya que fueron tomadas en los ejemplares del río Aguaro pero no consideradas en la publicación de Vari y Ferraris (Tabla 5).

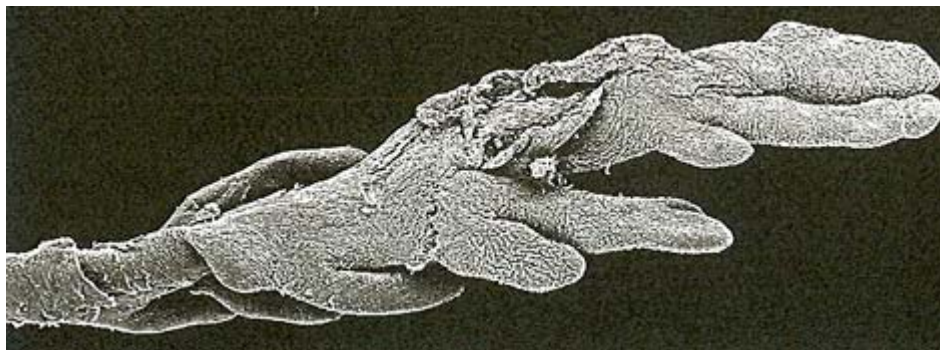


Figura 8. Porción distal del barbicelo mandibular de *Tetranematichthys wallacei* mostrando los procesos carnosos digitiformes (Tomado de Vari y Ferraris 2006).

Tabla 5. Medidas morfométricas (mm) de los ejemplares colectados en el morichal Nicolasito (n=6), y sus proporciones comparadas con las obtenidas para el holotipo y los paratipos por Vari y Ferraris (2006).

Medida	Promedio M. Nicolasito	Proporción	Proporción	
			Holotipo	Paratipos
1 Longitud total	151,80	-	-	-
2 Longitud estándar	128,67	-	171	120 - 206
3 Longitud cabeza	30,00	0,23	0.26	0.25 - 0.31
4 Altura máx. Cuerpo	33,60	0,26	-	-
5 Distancia inter-orbital	22,73	0,76	0.56	0.55 - 0.66
6 Diámetro ojo	5,13	0,17	0.12	0.14 - 0.20
7 Long. Base dorsal	9,05	0,07	-	-
8 Long. Espina dorsal	22,90	0,18	-	0.16 - 0.23
9 Long. Base pectoral	6,78	0,05	-	-
10 Long. Esp. pectoral	19,00	0,15	0.15	0.14 - 0.18
11 Long. Aleta adiposa	3,57	0,03	-	-
12 Base aleta ventral	8,70	0,07	-	-
13 Long. Aleta anal	46,20	0,36	0.42	0.37 - 0.44
14 Distancia predorsal	38,77	0,30	0.32	0.29 - 0.32
15 Ancho cabeza	27,33	0,92	0.75	0.70 - 0.75
16 Altura pedúnculo	13,47	0,10	0.10	0.09 - 0.12
17 Longitud del pedúnculo	10,20	0,08	-	-

Los ejemplares de *Tetranematichthys wallacei* capturados en el morichal Nicolasito presentan dos pares de barbicelos, uno mentoniano y uno maxilar. Los maxilares alcanzan el margen posterior del ojo y los mentonianos llegan casi hasta las aberturas branquiales. Estos barbicelos mentonianos y maxilares poseen numerosas ornamentaciones o carnosidades en el extremo distal. La merística arroja ciertas diferencias con la descripción original de la especie: la aleta caudal con 19 radios en total (vs 17-18), la anal con 37 aproximadamente (el conteo de los mismos se dificulta porque no se encuentran bien diferenciados, la aleta es muy carnosa) (vs 45), ventral con 10 (vs 7), pectoral i,8 (vs i,10) y dorsal i,6 (vs i,6).

Los ejemplares observados presentan la boca en posición terminal, con el maxilar extendiéndose levemente más allá del margen de la mandíbula. Presentan numerosos dientes pequeños (casi cónicos) de forma similar en el maxilar y el dentario, que dan la sensación de una lija.

Alimentación

Dado el número reducido de ejemplares disponibles y su importancia como material para otras revisiones en la colección, sólo se analizaron los contenidos estomacales de dos ejemplares provenientes del Morichal Nicolasito, El índice intestinal promedio obtenido (0.7) señala el hábito carnívoro

de la especie, verificado con los ítems encontrados que fueron restos de peces e insectos de origen alóctono (adultos de Coleoptera).

Hábitat

Es una especie de hábitos nocturnos que en el caso del morichal Nicolasito fue capturada con red de ahorque y su posición en la misma señala un hábito bento pelágico en la columna de agua. El holotipo de esta especie fue colectado en aguas ácidas, de flujo lento, negras dentro del bosque inundado y varios ejemplares paratipos fueron capturados en ríos poco profundos dentro

del bosque inundable, con fondos típicamente arenosos y flujo de agua casi imperceptible (Vari y Ferraris 2006).

Estas condiciones son similares a las del ambiente del morichal Nicolasito, que posee aguas negras, un canal amplio no muy profundo rodeado de vegetación, fondo arenoso y velocidad reducida de la corriente.

Los sitios de captura de la especie tienen en común la presencia de vegetación riparia, canales de aguas negras con troncos y raíces sumergidos (Vari y Ferraris 2006).



Trachycorystes trachycorystes. Valenciennes, 1840.

Sinónimos: *Auchenipterus trachycorystes* y *Trachycorystes typus*

Morfometría y Merística

Es una especie con forma robusta de cabeza corta y ancha. La boca es también ancha y corresponde casi a la totalidad del ancho de la cabeza. El primer radio dorsal y pectoral es una espina gruesa, ancha y aserrada en los márgenes interno y externo. En el caso de la aleta dorsal, la espina se prolonga en un radio blando que corresponde a 1/4 ó 1/5 aproximadamente de la extensión de la espina. Los tres primeros blandos dorsales son más largos que la espina. La espina pectoral es más ancha y gruesa que la dorsal.

Posee tres pares de barbicelos, los mentonianos internos son cortos y no alcanzan las aberturas branquiales; los mentonianos externos llegan cerca al extremo de la espina pectoral y

los maxilares llegan casi a la base de las aletas pélvicas.

Como se aprecia y señala en la fotografía, las aberturas branquiales de estos peces son estrechas y se extienden apenas hasta los márgenes laterales de la cabeza.

El contorno de los huesos de la cabeza y su textura granulosa puede apreciarse externamente. El escapulo-coracoides está cubierto por piel y se extiende más allá de la base de las aletas pectorales, casi hasta el extremo distal de los radios blandos pectorales internos.

La aleta dorsal tiene ocho radios blandos y una espina (DI8), ventrales doce (V12), pectorales una espina y siete blandos (PI7), anal 18 (A18) y la caudal 20 (C20).

Tabla 6. Medidas morfométricas tomadas a los ejemplares (n = 2) de *Trachycorystes trachycorystes* del morichal Nicolasito y proporciones respecto a la longitud estándar y la longitud de la cabeza

Medida	Medida (mm)	Proporción	Medida (mm)	Proporción	Medida Promedio	Proporción Promedio
Long total	270,00		210,00		240,00	
Long estándar	210,00		175,00		192,50	
Long cabeza	65,18	0,31	44,06	0,25	54,62	0,28
Altura max. Cuerpo	56,78	0,27	40,40	0,23	48,59	0,25
Distancia interorbital	36,00	0,55	28,07	0,64	32,04	0,59
Diametro ojo	8,70	0,13	7,50	0,17	8,10	0,15
Long. Base dorsal	27,12	0,13	17,92	0,10	22,52	0,12
Long. Espina dorsal	63,27	0,30	48,23	0,28	55,75	0,29
Long. Base pectoral	16,60	0,08	12,60	0,07	14,60	0,08
Long. Espina pectoral	63,40	0,30	53,20	0,30	58,30	0,30
Long. Adiposa	10,90	0,05	8,20	0,05	9,55	0,05
Long. Base ventral	17,20	0,08	12,60	0,07	14,90	0,08
Long. Anal	48,40	0,23	34,60	0,20	41,50	0,21
Distancia predorsal	76,72	0,37	59,50	0,34	68,11	0,35
Ancho cabeza	63,40	0,97	52,53	1,19	57,97	1,08
Altura pedúnculo	32,33	0,15	23,00	0,13	27,67	0,14

Las proporciones obtenidas de las medidas corporales muestran la cabeza corta de estos animales que representa apenas el 22% de la longitud estándar y que esta es tan ancha como larga en el ejemplar grande mientras el pequeño presenta la cabeza más ancha que larga; sin embargo, en promedio el ancho es superior al largo. La altura del pedúnculo caudal corresponde a más de la mitad de la altura máxima del cuerpo mostrando la contextura robusta de la especie en toda la longitud corporal. Los ojos se encuentran bien separados entre sí, de tal forma que la distancia interorbital corresponde a más del 50% del ancho de la cabeza y casi el 60% de la longitud de la misma (Tabla 6).

Patrón de coloración

El cuerpo de estos peces es grisáceo oscuro, pero la zona ventral es blanca y las bases de las aletas dorsal, anal y pélvicas son más claras.

Alimentación

La boca de esta especie se encuentra en posición terminal y la longitud del maxilar y dentario es coincidente. Poseen una boca muy ancha, que corresponde casi a la totalidad del ancho de la cabeza, provista de numerosos dientes cónicos pequeños en el dentario y maxilar.

El índice intestinal promedio señala un hábito carnívoro para la especie (0.8). El estómago es un saco redondeado grande de paredes gruesas y lisas, mientras el esófago es corto presenta paredes estriadas y gruesas.

En los contenidos estomacales solo se encontraron restos de insectos de origen alóctono y autóctono en estado avanzado de digestión, lo que impidió su identificación y conteo.

Hábitat

Se conoce muy poco sobre la biología y ecología de esta especie. Sin embargo, por los sistemas donde se encuentra podemos deducir que al igual que otras especies anteriormente descritas en este trabajo, el hábitat corresponde con ambientes lóticos de aguas negras, fondos arenosos y corriente lenta, con presencia de vegetación ribereña y bosque inundable.

DISCUSIÓN.

Morfometría y merística

1. *Geoldiella eques*. Los ejemplares provenientes de los ríos Casiquiare (MBUCV 28921), Atabapo (MBUCV 25429) y Aguaro (Morichal Nicolasito y río Aguaro) tienen 6 radios blandos en la aleta dorsal y una espina (DI6), en la caudal 17 radios blandos (C17), la aleta pectoral con una espina aserrada en los márgenes interno y externo y 9 radios blandos ramificados (PI9), 6 blandos en la pélvica (P6) y 10 en la anal (A10), condición similar a la obtenida de la literatura y de la descripción original de la especie. Esto podría indicar poca variabilidad geográfica en la merística de la especie.

Posee tres pares de barbicelos, dos mentonianos y un par maxilar. En los ejemplares provenientes del río Casiquiare, morichal Nicolasito y río Aguaro, los barbicelos maxilares alcanzan la mitad de la aleta adiposa; los men-

tonianos externos llegan casi hasta la mitad de la espina pectoral, mientras los barbicelos internos, más cortos, alcanzan apenas las aperturas branquiales. Mientras que en los ejemplares provenientes del río Atabapo, los barbicelos maxilares llegan hasta la mitad de la aleta caudal. El par de mentonianos externos alcanzan el extremo posterior de la espina pectoral y los mentonianos internos llegan más allá de la base de la aleta pectoral.

Al parecer, la única diferencia importante encontrada en las proporciones morfométricas entre los ejemplares de *G. eques* de los ríos Atabapo y Casiquiare, con los del morichal Nicolasito y el río Aguaro, está en la base de las aletas ventrales. La base de la aleta ventral es más corta en los peces del Río Atabapo y Casiquiare, y cabe cinco veces más en la longitud estándar, que en los ejemplares provenientes del Nicolasito (ver Tabla 1).

2. *Trachelyopetrus galeatus*. Las medidas corporales utilizadas en la comparación de los ejemplares provenientes de los Esteros de Camaguan y el morichal Nicolasito, no presentaron diferencias importantes en las proporciones respecto a la longitud estándar y la longitud de la cabeza (Tabla 3). Muchas de estas proporciones reflejan claramente la contextura y forma robusta de estos peces, como son la altura del cuerpo, el ancho de la cabeza y la altura del pedúnculo. Es posible que esta especie exhiba poca variación geográfica y su morfología sea más conservadora.

3. *Tetranematichthys wallacei*. La mayor parte de las proporciones obtenidas concuerdan con las del holotipo de *T. wallacei*, o se encuentran en el intervalo señalado para los paratipos. Se presentaron además diferencias a nivel merístico, las más marcadas en las aletas pectoral y ventral.

Las proporciones difieren a nivel de la cabeza: la distancia inter-orbital y el ancho de la cabeza con relación a la longitud de la misma.

Es importante considerar que los ejemplares revisados por los autores que describen a *T. wallacei*, no incluyen a ninguno proveniente de la parte norte de la cuenca del río Orinoco.

Es posible que las diferencias encontradas a nivel morfométrico en este análisis, solo representen una necesidad de ampliación de los intervalos de variación geográfica de esas características.

4. *Trachycorystes trachycorystes*. Las proporciones obtenidas de las medidas corporales en los ejemplares analizados (un juvenil y un adulto) muestran la cabeza típica de esta especie: corta y extendida lateralmente (> 22%) de la longitud estándar, tan ancha como larga en el ejemplar adulto, mientras el pequeño presenta la cabeza más ancha que larga; sin embargo, en promedio el ancho es superior al largo. Es necesario ampliar el conocimiento sobre esta especie realizando caracterizaciones morfológicas y biológicas aprovechando el material depositado en museos, que aunque probablemente escaso, complementa el existente hasta el momento.

Hábitos Alimentarios

1. *Goeldiella eques*. El análisis de la alimentación de *G. eques* obtenida no concuerda con lo señalado por Sanabria *et al.* (2007), quienes la reconocen como una especie completamente piscívora. Esto refleja una de las principales características de la ecología trófica en peces tropicales, como es la plasticidad en la dieta, producto del aprovechamiento de diferentes tipos de alimento en diferentes hábitats que dan lugar en muchas especies a un amplio espectro trófico, que incluye además el consumo de presas de origen alóctono y autóctono.

2. *Trachelyopterus galeatus*. La captura de los peces en los esteros fue diurna durante la época de lluvias, mientras la del Nicolasito nocturna con red de ahorque, y aún fuera del período habitual de lluvias, se presentaron precipitaciones durante los días del muestreo en esta

localidad. Aunque se encontraron restos de peces en algunos ejemplares de ambas localidades, el alimento predominante correspondió a insectos terrestres y acuáticos en diferentes estadios de maduración (adultos, ninfas, pupas y larvas) (Tabla 4).

La frecuencia y abundancia de insectos terrestres en la dieta de esta especie, sugiere la importancia del bosque ripario en la oferta de recursos alimenticios para los peces de estos sistemas. Llama la atención dada la forma del cráneo y la boca de esta especie, la presencia de presas de gran tamaño, como el escarabajo coprófago del género *Dichotomius* en un ejemplar del morichal nicolasito, ya que este coleóptero alcanza casi 4 cm de longitud y la altura del cuerpo es cercana a los 2 cm. Muchas presas como esta se encontraron casi intactas en el estómago, lo que sugiere que esta especie posee un esófago muy elástico.

Lasso (2004) describe la dieta de esta especie señalando diferencias respecto al hábito entomófago de los juveniles y el piscívoro de los adultos. En este análisis se incluyeron ejemplares juveniles y adultos, y se observó que el consumo de insectos (terrestres y acuáticos) es común para las dos fases de desarrollo, mientras el encuentro de restos de peces solo se dio en los ejemplares de mayor talla.

Se destaca la importancia numérica relativa de las presas de origen alóctono en la dieta de *T. galeatus* (Figura 5). Esta característica señala la importancia de la vegetación asociada a las riberas de estos sistemas acuáticos, ya que sirve como hábitat de gran variedad de insectos y otros organismos terrestres, que a su vez constituyen una fuente fundamental de alimento para esta y otras especies de peces en los ecosistemas lóticos (Goulding, 1980; Machado-Allison, 2005; Marrero *et al.*, 1999; Wootton 1990).

3. *Tetranematichthys wallacei*. El índice intestinal obtenido para esta especie señala el

hábito carnívoro, verificado con los ítems encontrados (restos de peces e insectos de origen alóctono) en el tracto digestivo. Al igual que otras especies estudiadas se refuerza la hipótesis de alta dependencia de material alóctono en su dieta, sin embargo, a diferencia de las otras especies estudiadas en este trabajo, el barbicelo mandibular demuestra un número de modificaciones únicas relacionadas probablemente con el hábito alimenticio. Sin embargo, este nexo con la alimentación no se da por la presencia de células sensoriales o gustativas como en otros Siluriformes, sino más bien con una estrategia de pesca. Una de las modificaciones más obvias es la expansión y elaboración de la porción distal del barbicelo en todos los ejemplares excepto los de tallas pequeñas. Este proceso carnosos digitiforme y la musculatura a la que se encuentra asociado parecen relacionarse con la atracción y posterior captura de las presas (Vari y Ferraris, 2006).

4. *Trachycorystes trachycorystes*. El análisis mostró un índice intestinal (0.8) que indica un hábito carnívoro para esta especie. El estómago está estructurado por un saco redondeado grande de paredes gruesas y lisas, mientras el esófago es corto y presenta paredes estriadas y gruesas. En los contenidos estomacales solo se encontraron restos de insectos de origen alóctono y autóctono cuyo avanzado estado de digestión impidió su identificación y conteo. Sin embargo, se continúa el patrón descrito para las especies anteriores acerca de la importancia del material de origen alóctono en la dieta de estos peces que habitan los morichales.

Los Morichales

Caracterizaciones de estos importantes cuerpos de agua han sido realizadas por Antonio y Lasso

(2006), González (1986, 1987), Machado-Allison *et al.*, (1987), Machado-Allison (1987), Mago-Leccia (1978), Ojasti (1987), Pérez-Hernández (1983), y más recientemente Marrero *et al.*, (1997).

Todos estos autores demuestran no solamente la importancia biológica (alimentaria, refugio, etc.) que estos sistemas poseen, sino la importancia utilitaria para beneficio humano, desde obtener agua limpia de alta calidad para el consumo doméstico, plantas que le sirven para la obtención de fibra para fabricación de techos, muebles, cestería, chinchorros, etc., frutos comestibles tanto para el hombre como para los animales domésticos y silvestres, y sitios de gran belleza escénica que le aportan medios de esparcimiento. Marrero *et al.*, (1997) muestran datos de investigaciones en morichales del oriente de Venezuela que indican que 57% del material consumido por los peces (principalmente artrópodos, frutas y semillas) proviene del ecosistema terrestre (origen alóctono). Hemos demostrado y corroborado en este trabajo con el estudio de estas cuatro especies la importancia de los bosques de galería y los morichales para el aporte de material alimentario para las especies acuáticas. Todo lo anterior, nos permite sugerir que estos ecosistemas deben ser protegidos dado su riqueza biológica, su fragilidad estructural y su utilización humana y silvestre.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Postgrado en Ecología, al Laboratorio de Biosistemática de Peces y al Museo de Biología por la ayuda prestada. Un especial agradecimiento a la Lic. Nadia Milani por su ayuda en la obtención del material fotográfico.

LITERATURA CITADA

ANTONIO, M. E. y C. LASSO

2003 (2001). Los peces del río Morichal Largo, estados Monagas y Anzoátegui, Cuenca del río Orinoco, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.*, 156: 5-118.

ARRINGTON, D. A. y K. O. WINEMILLER

2006. Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25: 126-141.

BASKIN, J., T. ZARET y F. MAGO-LECCIA

1980. Feeding of Reportedly Parasitic Catfishes (Trichomycteridae and Cetopsidae) in the Rio Portuguesa Basin, Venezuela. *Biotropica*, Vol. 12(3): 182-186.

BLEEKER, P.

1858. De visschen van den INDISCHEN Archipel. Beschreven en Toegelicht. *Siluri. Acta. Soc. Sci. Indo-Neerl.*, 4:i-xii + 1-370.

BOCKMANN, F. A. y G. GUAZZELLI.

2003. Family Heptapteridae. En: Reis, R., Kullander, S. O., Ferraris, C. J. Jr. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs. Porto Alegre. 729 p.

BURGUESS, W. E.

1989. *An atlas of freshwater and marine catfishes. A preliminary survey of the Siluriformes*. T.F.H. Publication, Inc. 700 p.

FERRARIS, C. J. JR.

2003. Family Auchenipteridae. En: Reis, R., Kullander, S. O., Ferraris, C. J. Jr. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs. Porto Alegre. 729 p.

GONZÁLEZ, V.

1986. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao, Edo Anzoátegui. Ecosistema de Morichal. UCV-Meneven, Caracas, Informe Final Proyecto Meneven Car-33, 130 p.

1987. *Los morichales de los llanos orientales. Un enfoque ecológico*. Ediciones Corpoven, Caracas. 60 p.

GOULDING, M.

1980. *The fishes and the forest: explorations in amazonian natural history*. Univ. California Press. California. 280 p.

KNER, R.

1857. Ichthyologische Beitrage. II. Abtheilung. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, 26: 373-448.

LASSO, C. A. y A. MACHADO-ALLISON

2000. *Sinopsis de las especies de la familia Cichlidae presentes en la cuenca del río Orinoco. Claves, diagnosis, aspectos bio-ecológicos e ilustraciones*. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Ciencias. Instituto de Zoología Tropical. Museo de Biología, Venezuela. 150 p.

LASSO, C. A.

2004. Los peces de la estación biológica El Frío y Caño Guaritico (Estado Apure), Llanos del Orinoco, Venezuela. Publicaciones del Comité Español del Programa Hombre y Biosfera-Red IberoMab, UNESCO. Sevilla.

MACHADO-ALLISON, A.

1987. *Los peces de los ríos Caris y Pao, Estado Anzoátegui: Clave ilustrada para su identificación*. Ediciones Corcoven, Caracas, 67 p.

2005. *Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural*. CDCH-UCV, Caracas, 222 p.

MACHADO-ALLISON, A., O. BRULL y C. MARRERO

1987. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao, Edo Anzoátegui. Fauna Acuática. UCV-Meneven, Caracas, Informe Final Proyecto Meneven Car-33, 80 p.

MAGO-LECCIA, F.

1978. *Los peces de agua dulce de Venezuela*. Cuadernos Lagoven. 35 p.

MARRERO, C. A., A. MACHADO-ALLISON, V. GONZÁLEZ y J. VELÁZQUEZ

1997. Ecología y distribución de los peces de los morichales de los llanos orientales de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 17(4):65-79.

MEES, G. F.

1974. The Auchenipteridae and Pimelodidae of Suriname (Pisces, Nematognathi). *Zoologische Verhandlungen*, 132: 3-256.

NIKOLSKY, C. V.

1963. *The ecology of fishes*. Academic Press, London-New York. 352 p.

OJASTI, J.

1987. *Fauna del sur del Estado Anzoátegui*. Ediciones Corpoven. 38 p.

PÉREZ-HERNÁNDEZ, D.

1983. Comportamiento hidrológico y sensibilidad ambiental de los morichales como sistemas fluviales. Marne Informe Técnico DGSIIA IT 127 Caracas, 80 p.

RODRÍGUEZ, M. A., S. E. RICHARDSON y W. LEWIS JR.

1990. Nocturnal Behaviour and aspects of the ecology of a driftwood catfish *Entomocorus gameroi* (Auchenipteridae). *Biotropica* 22(4): 435-438.

VARI, R. y C. FERRARIS

2006. The catfish genus *Tetranematichthys* (Auchenipteridae). *Copeia* (2), pp. 168-180.

WOOTTON, R. J.

1990. *The Ecology of Teleost Fishes*. London: Chapman and Hall. 404 p.